Observacions sobre l'evolució i biologia del gènere *Homotherium* Fabrini, 1890 (Mammalia, Carnivora)

Joan PONS-MOYÀ i Salvador MOYÀ-SOLÀ

SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA NATURAL DE LES BALEARS

Pons-Moyà, J. i Moyà-Solà, S. 1992. Observacions sobre l'evolució i biologia del gènere *Homotherium* Fabrini, 1890. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 35: 87-92, ISSN 0212-260X. Palma de Mallorca.

La possibilitat de disposar d'abundant material d'*Homotherium* procedent d'un mateix jaciment, com és l'aportat per la pedrera Incarcal (Crespià, Girona), ens ha permès detectar un accentuat dimorfisme sexual. La troballa a altres jaciments de restes aïllades o molt fragmentades ha ocasionat la creació de nombrosos grups d'espècies de discutible assignació taxonòmica. Els materials de Girona ens permeten discutir aspectes evolutius sobre aquest grup de carnívors i suggerir la sinonímia d'*Homotherium nestianus, H. boulei, H. latidens* i *H. moravicum* amb la primera espècie descrita d'aquest grup de carnívors: *Homotherium crenatidens*.
Paraules clau: *Mammalia, Carnivora*, Homotherium, *Plio-pleistocè, Crespià, Girona.*

OBSERVATIONS ON THE EVOLUTION AND BIOLOGY OF THE GENUS *Homotherium* FABRINI, 1890 (Carnivora) (MAMMALIA, CARNIVORA). Sexual dimorphism has been detected in a very rich assemblage of *Homotherium* remains from the Incarcal stone quarry (Crespià, Girona). Isolated findings of *Homotherium* remains have resulted in the description of numerous species of unreliable status. Materials from Girona enable us to discuss some evolutionary aspects on this group of Carnivora and suggest the synonymy *Homotherium nestianus, H. boulei, H. latidens* and *H. moravicum* with *Homotherium crenatidens.*
Keywords: *Mammalia, Carnivora*, Homotherium, *Plio-pleistocene, Crespià, Girona.*

Joan PONS-MOYÀ i Salvador MOYÀ-SOLÀ. Institut Paleontològic Miquel Crusafont, C/ Escola Industrial, 23 Sabadell.

Recepció del manuscrit 16-ago-92. *Revisió acceptada* 04-nov-92

Introducció

En la present nota s'analitzen les descripcions de materials atribuïts a *Homotherium crenatidens*, procedents del jaciment d'origen càrstic ubicat a la pedrera Incarcal, Crespià (Girona). Els materials estudiats són tres cranis (Figs. 3-4-6) en bon estat de conservació, a més a més de nombroses restes de l'esquelet postcraneal. La seva comparació amb altres restes d'aquest mateix gènere ens ha permès interpretar diversos caràcters morfològics, els quals, tot i que habitualment s'han considerat com a caràcters diagnòstics de diferents tàxons, poden esser propis d'una variabilitat motivada per un accentuat dimorfisme sexual.

L'*Homotherium* del jaciment d'Incarcal (Crespià) ens permet separar les formes típiques del Vil·lafranquià i de la MmQ-1, per un costat, de les posteriors denominades *H. latidens* i *H. moravicum* de les biozones MmQ-2 i MmQ-3. Aquestes darreres corresponen a tàxons més especialitzats. Dins d'aquest darrer grup és on s'inclourien els materials d'Incarcal. La conclusió a que s'arriba és que les diferències entre aquests grups no són grans, i en opinió dels autors d'aquest treball, aquests resultats no permeten una separació específica, pel que són incloses dins l'espècie típica *Homotherium crenatidens*. Per aquesta raó es pot considerar, després d'estudiat el material d'Incarcal, que les formes típiques del Vil·lafranquià i de la MmQ-1 pasarien a l'assignació subespecífica *H. crenatidens crenatidens* i les més tardanes de la MmQ-2 i MmQ-3 a la subespècie *H. crenatidens latidens* (Pons-Moyà *et al.*, en premsa).

Problemàtica del gènere *Homotherium*

El gènere *Homotherium* fou establert per Fabrini (1890) sobre materials de Val d'Arno (Itàlia). *H. crenatidens*, té una representació euroasiàtica. Una altra espècie, *H. nestianus*, està representat per materials de Val d'Arno i de Perrier (França). Al Pleistocè d'Anglaterra es va descriure *H. latidens*. Amb posterioritat foren descrites altres espècies: *H. hungaricus*, *H. boulei*, *H. moravicum*, formes incloses per Kretzoi (1929) dins del gènere *Epimachairodus*. Per altra banda, al Pleistocè de la Xina, s'han esmentat altres *Homotherium*: *H.* cf. *crenatidens* i *H. ultimus* de Nihowan i Choukoutier respectivament (Teilhard i Piveteau, 1938; Teilhard, 1930). Bonis (1976) adscriu aquesta darrera espècie al gènere *Dinobastis*.

Les diferències existents entre totes aquestes espècies són menors que les trobades entre els cranis Incarcal I i II amb relació a Incarcal III. D'acord amb la bibliografia consultada es podria pensar que en aquest jaciment podriem tenir dues espècies diferents i àdhuc dos gèneres distints. La nostra interpretació és, però, molt distinta, doncs consideram que es podria tractar d'un típic exemple de dimorfisme sexual. La utilització, en el passat, de criteris taxonòmics no massa encertats podria ser la causa del caos taxonòmic que es dóna entre els carnívors Vil·lafranquians i Pleistocens. Aquests errors es deuen, sens dubte, a que la majoria dels casos els jaciments aporten restes escases i fragmentades. Incarcal n'és una excepció i gràcies a això hem pogut estudiar tres magnífics restes cranials. Els cranis I i II tenen una morfologia pròxima als exemplars de Rocaneyra i Sénèze, que correspondrien a

mascles, mentres que el crani d'Incarcal III, de talla més petita i proper a les formes xineses, correspondria a la femella. Altres diferències podrien esser degudes a una major especialització de formes més tardanes.

D'Àfrica es coneix *H. problematicum* de Makapansgat i el recentment descrit *H. hadarensis* per Petter i Howell (1988). Aquestes formes tendrien que relacionar-se amb les espècies euroasiàtiques.

Algunes particularitats de la morfologia craniana, tal com són: la forma de la cavitat glenoide, la disposició dels alvèols, de les incisives i la reducció dels diastemes, són compartides entre Incarcal III i *H. ultimus*. Aquestes característiques són possiblement atribuïbles a exemplars de sexe femení, molt semblants a la morfologia de *Machairodus africanus* del Vil·lafranquià de Tunis (Petter Howell, 1987).

Entre les faunes del Vallesià es troba *Machairodus aphanistus*, amb caràcters que es poden considerar com a primitius dins d'aquest grup. Aquesta espècie és sustituïda durant el Turolià per *Amphimachairodus giganteus*, però sense descartar que ja sigui present durant el Vallesià terminal de Terrassa, i és comú en els jaciment de les rodalies de Terol. *A. giganteus* és una espècie molt especialitzada amb unes grans canines superiors, molt semblants a les que presenta el gènere *Homotherium*; les carnisseres superiors ja tenen el protocon molt reduït. El gènere *Amphimachairodus*, o subgènere de *Machairodus* segons alguns autors, és detectat durant el Pliocè inferior a la península Ibèrica, amb una espècie de talla més bé petita: és *Amphimachairodus pliocaenicus* amb una canina i una tercera incisiva superiors, morfològicament idèntiques a les del gènere que ens ocupa, però presentant encara una P^3 gran i biradiculada. Compta, encara, amb clars signes de regressió amb relació a les formes miocenes i presenta també l'arrel del protocon de la carnissera ben individualitzada (Pons-Moyà, 1988). Aquesta darrera espècie podria ser, molt probablement, l'ancestre del gènere *Homotherium*. Malhauradament aquesta forma està molt mal coneguda, però la talla i característiques dentàries fan que pugui esser considerada com a una candidata més adequada a esser l'ancestre del gènere *Homotherium* que la forma miocena. Aquesta darrera en alguns aspectes és més evolucionada com denota la reducció del protocon, trobant-se aquesta forma turoliana quasi tan especialitzada com els *Homotherium* del Vil·lafranquià i Pleistocè, a més a més de comptar amb una talla major.

Fent referència a les possibles causes d'extinció del gènere *Homotherium* ens demanam si l'augment de talla del gènere *Panthera* a finals del Pleistocè inferior podria haver ocasionat una forta competència entre ambdós tipus de carnívors. També l'aparició de *P. pardus*, el qual en certa manera per la seva talla sustituiria a *Megantereon*, podria ser un exemple més del succeït amb *Homotherium*. En aquest sentit *P. gombaszogensis* en les seves formes de gran talla i *P. pardus* sustituirien el tàndem, present des del Pliocè superior, *Homotherium-Megantereon*. Les formes del gènere *Panthera* durant els inicis del Pleistocè medi són de gran talla i àdhuc alguns exemplars han estat classificats com a *P. leo fossilis*. Les sustitucions produïdes per uns felins de talles comparables, sembla evident, o almenys raonable. També durant el Miocè de la península Ibèrica, una associació d'espècies de talla granmitjana es produeix amb *M.*

aphanistus-Sansanosmilus jordani, la qual, durant el Turolià, és sustituïda per *A. giganteus-P. orientalis*, els quals són sustituïts a la seva volta per carnívors amb llargues canines, tal com *Homotherium-Megantereon*, que finalment seran sustituïts, d'acord amb la nostra interpretació, per representants del gènere *Panthera*. Una excepció a aquesta interpretació seria el jaciment de Valles de Fuentidueña (Ginsburg *et al.*, 1981) on s'ha esmentat *M. alberdiae*, forma intermèdia en talla entre *M. aphanistus* i *Sansanosmilus jordai*. Creim, però, rera considerar el que ocorre amb la variabilitat registrada a Incarcal, que aquesta espècie tendria d'esser revisada. Igual succeeix amb alguns canins de talla petita de la localitat de Can Llobateres atribuïts a la mateixa biozona. Pot ocorre que en aquest últim jaciment estiguin presents ambdues espècies o ens trobem amb dimorfismes sexuals, que és el que realment pensam després de l'estudi del material més complet d'Incarcal.

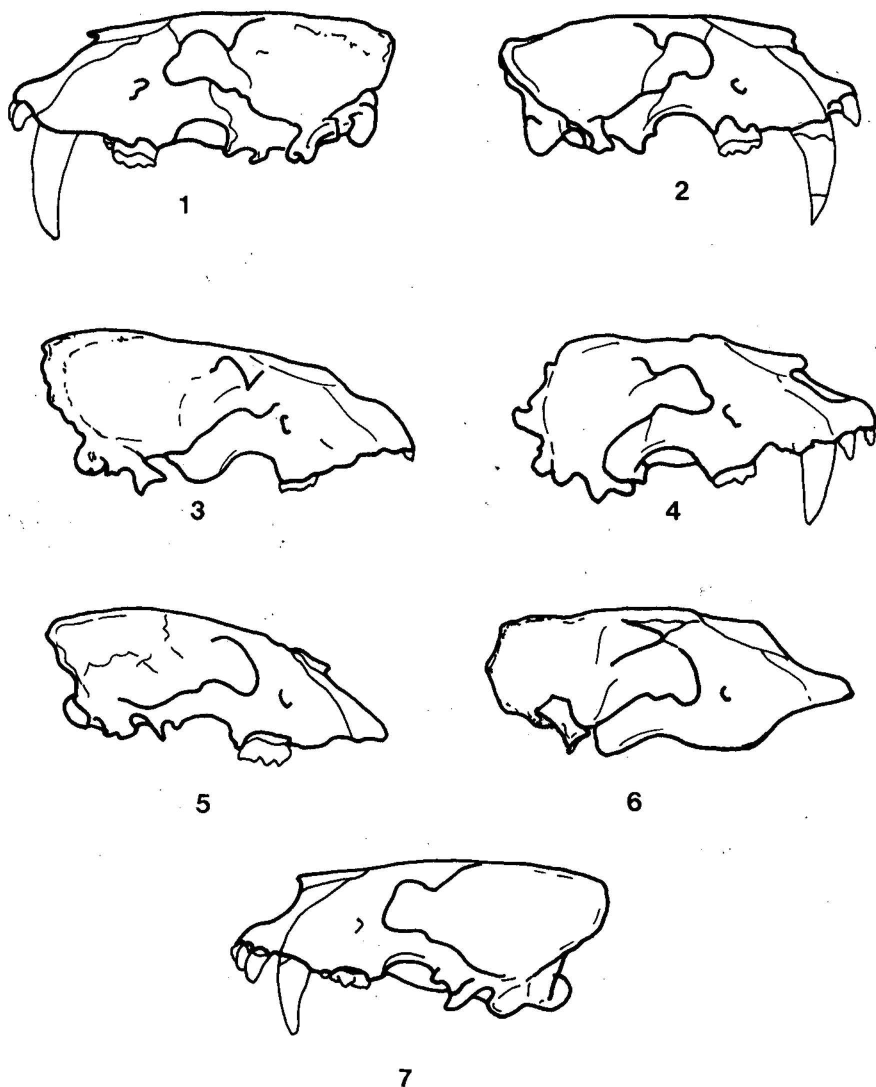
Biologia

D'acord amb Ballesio (1963), *H. crenatidens* no poseia l'agilitat ni la rapidesa dels felins moderns. La utilització dels membres anteriors per a la caça (abatre i immobilitzar) amb una posterior utilització de les canines sembla quasi evident. Aquests detalls també són aportats per Ginsburg (1961) per a *Sansanosmilus palmidens*. També és destacable el fet de que les incisives, pel tipus de desgast, poseien una funcionalitat major que la que tenen els felins actuals.

Un major encaixament de l'atlas amb còndils occipitals, demostra una limitació en els moviments transversals del cap, a diferència del que passa amb altres felins. En canvi l'acció d'hendir les canines i la seva utilització amb moviments verticals serien perfectament realitzables, pel gran desenvolupament dels músculs del coll. Aquest fet permetria que les canines superiors poguessin actuar amb una gran eficàcia, per a poder accedir a les zones blanes de les seves preses, a on les incisives, en situar-se molt avançades, operarien molt millor que en el cas dels felins moderns. Igualment les carnisseres a l'actuar com a grans estisores permetrien trocejar els fragments càrnics obtinguts per la pinça anterior.

Conclusions

Després de les observacions que hem realitzat sobre els materials de la pedrera Incarcal i d'acord amb les descripcions (Pons-Moyà *et al.*, en premsa), ens sembla raonable afirmar que les espècies: *Homotherium nestianus*, *H. boulei*, *H. latidens* i *H. moravicum* són sinònimes de la primera espècie descrita d'aquest grup de carnívors: *Homotherium crenatidens*. Les petites diferències que s'observen entre elles són producte, en primer lloc, d'un dimorfisme sexual accentuat que afectaria no sols a la talla, sinó també a certes diferències morfològiques. En segon lloc, les formes de la MmQ-2 i MmQ-3 estan quelcom més especialitzades (com en el jaciment Incarcal) que els exemplars del Vil·lafranquià i de la MmQ-1. Per aquestes raons inclouriem a aquestes espècies dins de la subespècie, *Homotherium crenatidens latidens*. D'altre banda, les formes pleistocenes de la Xina, com *H.* cf. *crenatidens* de Nihowan i *H. ultimus* de Choukoutien, tendrien que ser



Figs. 1-7. 1) *Homotherium nestianus* de Perrier, 2) *H. crenatidens* de Sénèze, 3) *H. crenatidens* d'Incarcal-II (Crespià, Girona), 4) *H. crenatidens* d'Incarcal-I (Crespià, Girona), 5) *H. ultimus* de Choukoutien, 6) *H. crenatidens* d'Incarcal-III (Crespià, Girona), 7) *Dinobastis serus* dels EEUU. Adaptat de Bonis (1976) i de Pons-Moyà *et al.* (en premsa).

1) Homotherium nestianus *from Perrier, 2)* H. crenatidens *from Sénèze, 3)* H. crenatidens *from Incarcal-II (Crespià, Girona), 4)* H. crenatidens *from Incarcal-I (Crespià, Girona), 5)* H. ultimus *from Choukoutien, 6)* H. crenatidens *from Incarcal-III (Crespià, Girona), 7)* Dinobastis serus *from USA. Adapted from Bonis (1976) and from Pons-Moyà et al. (in the Press).*

objecte d'un estudi més acurat, doncs ens podriem trobar amb un altre cas semblan a l'europeu, on existís un marcat dimorfisme sexual. I igualment podria passar amb les espècies africanes.

Fent referència a la biologia d'aquests carnívors de canines llargues, sembla probat el seu caràcter predador. Deixant al marge l'espectacularitat de les seves canines superiors, cal interpretar-les com a uns instruments més adequats per a l'obertura de zones blanes que per ocasionar la mort directe de les preses. Al mateix temps podem afirmar que les carnisseres estan igualment adaptades a aquest sistema. Totes aquestes característiques venen confirmades per una menor movilitat transversal del cap. Els membres anteriors ocuparien el lloc primordial per abatre les preses, a diferència dels felins moderns que utilitzen un sistema combinat.

Bibliografia

Ballesio, R. 1963. Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Sénèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. *Trav. Lab. Geol. Lyon* (n. s.), 9:1-129.

Bonis de, L. 1976. Un félidé a longues canines de la Colline de Perrier (Puy-de Dôme). Ses raports avec les félinés machairodontes. *Ann. de Paleont.* (Vertébrés) fasc., 62 (2): 159-198.

Fabrini, E. 1890. I *Machairodus* (*Megantereon*) del Val d'Arno superiore. *Boll. R. com. Geol. Italia* ser. 3, 1: 121-144 i 161-177.

Ginsburg, L. 1961. La faune de Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mém. Mus. nat. Hist. Sér. C, Sc. Terre*, 23:1-303.

Ginsburg, L., Morales, J. i Soria, D. 1981. Nuevos datos sobre los carnívoros de los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios Geol.*, 37:383-415.

Kretzoi, N. 1929. Materialen zur phylogenetischen Klassifikation der Aleuroideen. *Internl. Zool. Congr. Budapest*: 1293-1355.

Petter, G. i Howell, F.C. 1987. *Machairodus africanus* Arambourg, 1975 (Carnivora, Mammalia) du Villafranchien d'Ain Brimba, Tunisie. *Bull. Mus. netn. Hist. nat.* 4 sér., 9:97-119.

Petter, G. i Howell, F.C. 1988. Nouveau Félidé machairodonte (Mammalia, Carnivora) de la faune pliocène de l'Afar (Ethiopie): *Homotherium hadarensis* n. sp. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306:731-738.

Pons-Moyà, J. 1988. *Amphimachairodus pliocaenicus* nov. sp. (Felidae, Carnivora). Nuevo Machairodontini del Plioceno inferior de la Península Ibérica. *Pal. i Evolució*, 22:51-54.

Pons-Moyà, J., Moyà-Solà, S., Maroto, J. i Galovart, A. (en premsa). Los *Homotherium crenatidens* del depósito kárstico de la cantera Incarcal (Crespià, Girona). *Mem. Mus. Arqueol. Banyoles*.

Theilhard de Chardin, P. 1939. On two skulls of *Machairodus* from the lower Pleistocene beds of Choukoutien. *Bull. Geol. Soc. China*, 19:235-256.

Theilard de Chardin, P. i Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan. *Ann. Paléont.*, 19:134.